

## BILAN D'EAU DES HALOPHYTES I. TENEURS EN EAU

Par J.-M. TURMEL

Sur les côtes françaises de l'Atlantique et de la Manche il existe depuis la frontière d'Espagne jusqu'à celle de Belgique plus de 150 prés-salés de surface, de forme et de degré d'évolution extrêmement différents ; j'en entreprends actuellement l'étude écologique et phytogéographique comparée.

En 1961, trois stations seulement, Talmont (Vendée), Plouharnel (Morbihan) et Agon (Manche) ont été choisies pour suivre pendant 9 mois une étude biologique plus complète des espèces. Cette première note portera sculcment sur les variations de la teneur en eau d'une douzaine de plantes à Talmont aux mois de mars, mai, juillet et octobre 1961.

Les prélèvements d'organes et de sol ont été faits le 6 mars de 8 h 15 à 19 h (8 prélèvements), les 9-10 mai et 5-6 juillet de 8 h 30, le premier jour jusqu'à 18 h, le deuxième sans discontinuer toutes les deux heures pendant le jour et toutes les quatre heures pendant la nuit (16 et 15 prélèvements), enfin le 30 octobre de 9 h 30 à 17 h 30 (5 prélèvements).

Trois biotopes ont été examinés. Le premier correspond à la partie supérieure du pré-salé, il passe insensiblement aux prairies cultivées ; comme plantes halophytes on y rencontre : *Artemisia maritima* L., *Suaeda fruticosa* L. (Forsk.), *Inula crithmoides* L., *Limonium ovalifolium* (Poir.) Kuntze, *Salicornia fruticosa* L., *Plantago maritima* L., *Obione portulacoides* (L.) Moq. (rachitique), et *Aster Tripolium* L. (rachitique) auxquelles il faut ajouter des *Statice Armeria* L. ; *Festuca dumetorum* L., *Agropyrum pungens* Roem. et S. et pour les lieux mouillés d'eau douce *Juncus maritimus* Lmk. et *Triglochin maritimum* L. Cette première station n'est que très rarement recouverte par la mer, uniquement aux très grandes marées et l'on peut estimer à environ 5 % du temps annuel la durée de recouvrement de cette station.

Cette station domine, d'une falaise de un mètre environ, le deuxième biotope qui lui est immergé deux fois par jour sauf pendant les mortes-eaux ce qui donne un temps de recouvrement d'environ 30 % ; c'est-à-dire que les plantes annuelles (8 mois de vie) sont couvertes deux mois et demi. Dans cette station on trouve surtout : *Aster Tripolium* L., *Suaeda maritima* (L.) Dumort. au milieu desquelles se développent en grosses touffes *Salicornia perennis* Mill., *Obione portulacoides* (L.) Moq., *Glyceria maritima* (Huds.) Wahlb. dont le diamètre augmente régulièrement.

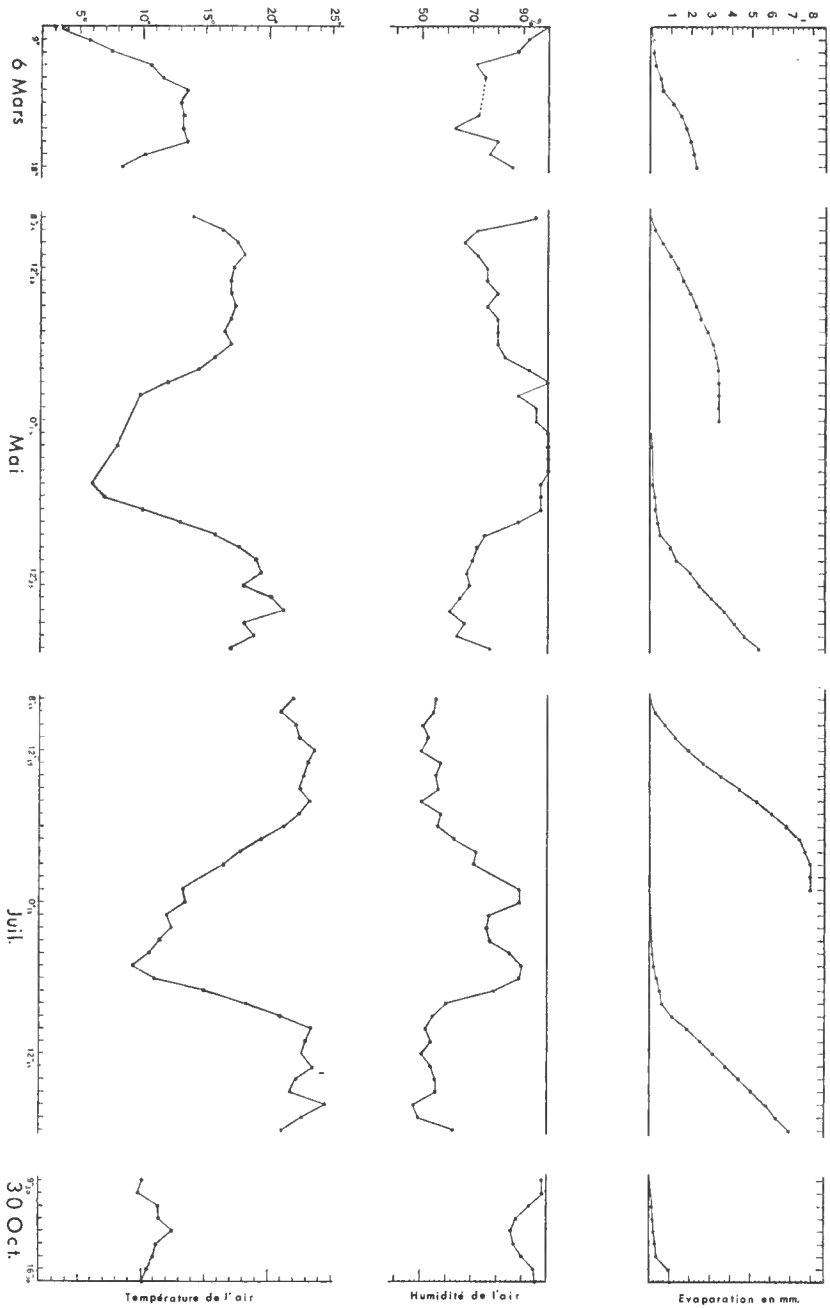


FIG. 1.

Enfin un troisième biotope, environ 10 cm plus bas que le précédent, ne contient que *Salicornia herbacea* L. Mais il faut bien préciser qu'il y a une continuité parfaite entre ces deux peuplements.

Les échantillons de sol ont été prélevés à 1 et 5 cm de profondeur dans ces trois stations.

Les échantillons végétaux ont été pris, autant que faire se peut, aussi semblables que possible pour une même espèce. Tout d'abord et en règle absolue il n'a été prélevé que des extrémités de tiges aériennes et des feuilles jeunes, car c'est chez eux que la mobilisation de l'eau est la plus rapide et la plus importante. L'étude de l'eau dans les plantes entières fera l'objet d'un prochain travail. Les prélèvements ont été : pour l'*Artemisia maritima* la pousse de l'année en entier : feuilles et tiges ; pour *Suaeda fruticosa*, *Salicornia fruticosa* et *S. perennis*, ce sont uniquement les parties terminales des rameaux : environ 5 cm de long, soit toute la partie charnue. Pour *Inula crithmoides*, c'est la moitié supérieure de la tige aérienne de l'année, en voie de croissance avec les feuilles qui l'entourent ; pour *Limonium ovalifolium* et *Plantago maritima*, ce sont uniquement les feuilles entières de la rosette de base ; pour *Aster Tripolium*, les trois premières feuilles bien développées (les feuilles terminales enveloppant le sommet de la tige ont été laissées en place) ; pour l'*Obione portulacoides*, les bouts de tiges non fructifiées avec quatre feuilles ; pour *Glyceria maritima*, la presque totalité de la partie aérienne : feuilles et tiges bien vertes mais pas les feuilles roussies ni les inflorescences ; pour *Salicornia herbacea* et *Suaeda maritima*, la moitié supérieure de la tige aérienne (environ 4-5 cm). Il faut signaler que pour chaque prise d'échantillon c'est ou une dizaine de tiges qui sont prélevées ou au moins une trentaine de feuilles permettant ainsi d'avoir toutes les fois un « bon échantillon type ».

En même temps que ces prélèvements l'étude micro-climatique des trois biotopes a été faite ; c'est-à-dire la mesure de la température, de l'humidité et de l'évaporation au niveau des plantes et de la température et de l'humidité du sol à 1 et 5 cm de profondeur. En plus, dans une station centrale étaient mesurées les conditions climatiques générales (température, humidité de l'air, vitesse du vent, intensité lumineuse, nébulosité, pluie et pour la nuit mesure de la rosée). Les résultats écologiques les plus importants sont consignés dans les graphiques (fig. 1 et 2) ci-contre, uniquement pour le biotope à *Artemisia*, car c'est de lui qu'a été tiré le maximum de plantes.

\* \* \*

1) En réunissant toutes les valeurs des teneurs en eau obtenues pour chacune des plantes on constate que sur les 13 espèces étudiées 4 ont été prélevées 44 fois en mars, mai, juillet et octobre, 4 l'ont été 36 et une 35 fois en mai, juillet et octobre, deux l'ont été 31 fois en mai et juillet, une 15 fois en juillet et une dernière 12 fois en mai.

Pour comparer les valeurs moyennes des teneurs en eau de ces plantes il n'a pas été tenu compte des prélèvements du mois de mars où trop

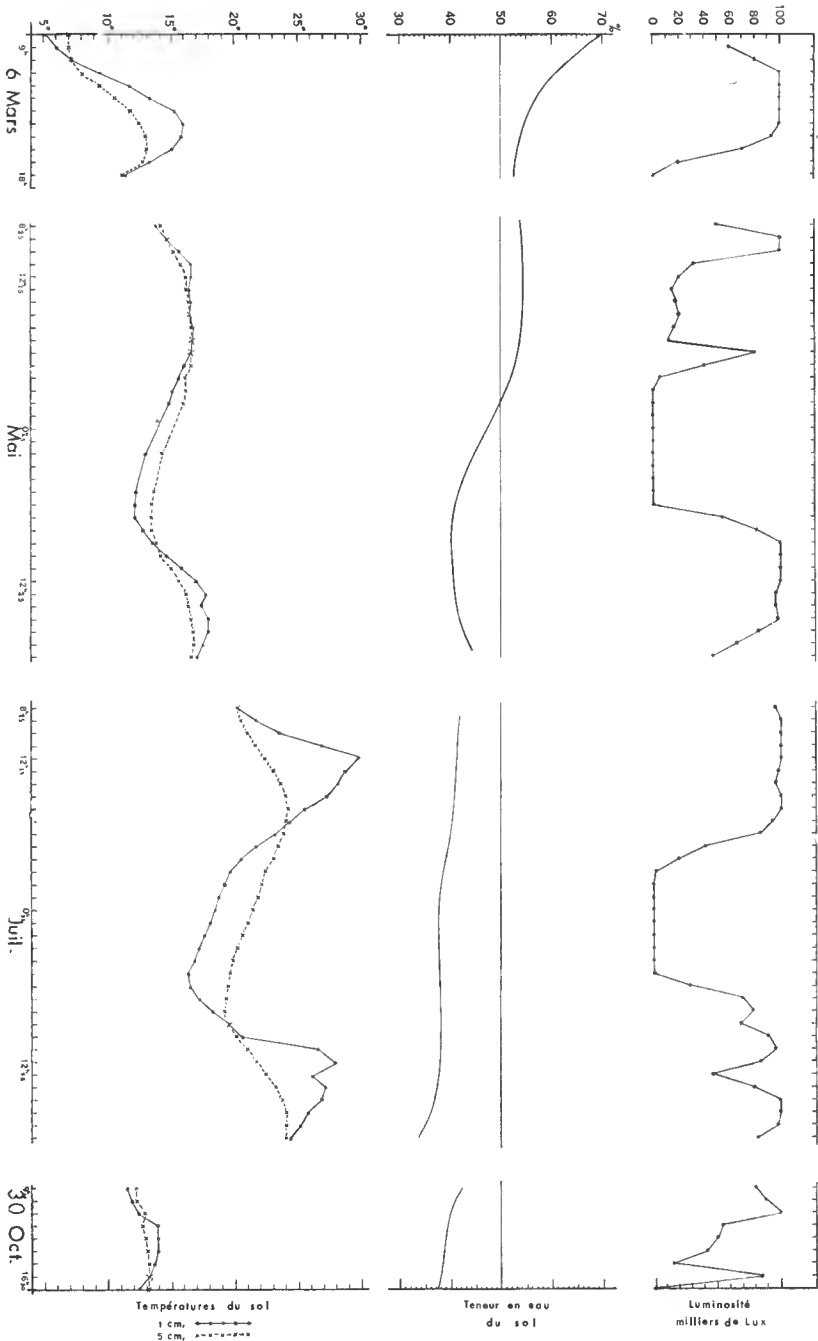


FIG. 2.

peu d'échantillons avaient été étudiés par suite du peu de développement de beaucoup d'espèces (la gelée blanche était courante le matin à cette époque). C'est donc sur 35-36 prélèvements (31 pour *Salicornia herbacea*) que la majorité des comparaisons ont été faites (mai, juillet, octobre).

C'est *Salicornia herbacea* qui possède la plus forte teneur en eau ; la moyenne des prélèvements de mai et juillet (31) est encore plus élevée (956 % du poids sec) que pour toutes les autres plantes, même quand interviennent dans leur moyenne les valeurs des prélèvements d'octobre. Les moyennes s'étagent ensuite régulièrement et l'on a ainsi : *Salicornia perennis* (810 %) — *Aster Tripolium* (792 %) — *Plantago maritima* (779 %) — *Inula crithmoides* (771 %) — *Salicornia fruticosa* (644 %) — *Suaeda fruticosa* (593 %) — *Obione portulacoides* (530 %) — *Limonium ovalifolium* (332 %) — *Artemisia maritima* (330 %) et *Glyceria maritima* (259 %). Le *Triglochin maritimum*, qui n'a été prélevé qu'en mai (12 mesures), semble avoir une teneur en eau moyenne voisine de celle de *Suaeda fruticosa* ; *Suaeda maritima* (en juillet 15 mesures) a une teneur en eau très élevée qui la place près de *Salicornia perennis* voire même près de *Salicornia herbacea*.

La comparaison de ces résultats permet de confirmer : 1° que les annuelles, à cause de leur faible lignification, sont les plantes les plus gorgées d'eau et, 2° que pour les plantes sous-ligneuses ce sont celles qui ont proportionnellement la plus grande masse de parenchyme cellulosique qui ont les plus hautes teneurs en eau. Les *Limonium ovalifolium* et *Artemisia maritima*, quoique plantes vivant dans les terrains salés et par conséquent pouvant être considérées comme des halophytes, doivent être mises à part à cause de leur non succulence et il faut les classer, tant du point de vue physiologique que d'ailleurs du point de vue écologique, comme deux xérophytes. Pour *Glyceria maritima* non charnue comme les deux dernières espèces citées il est difficile de l'assimiler à une xérophyte puisqu'elle est recouverte par la mer presque le tiers de sa vie.

2) La comparaison des valeurs moyennes journalières des teneurs en eau pendant les mois de mars, mai, juillet et octobre montre, suivant les espèces, des courbes un peu différentes les unes des autres. Mais il faut remarquer que les valeurs de mars et octobre données ici, sont trop faibles de 20 % environ car ce ne sont que des moyennes diurnes alors que les valeurs de mai et juillet proviennent de mesures diurnes et nocturnes.

Deux des quatre espèces (*Artemisia maritima* et *Aster Tripolium*) étudiées en mars ont des valeurs décroissantes de mars à mai (environ — 25 %). Cette baisse qui va s'accroître dans les mois à venir s'explique par les conditions microclimatiques des stations pendant ces deux mois : 1° baisse de degré hygrométrique moyen diurne de 78 à 74 alors que s'allongeait considérablement la durée du jour de 11 h 15 min. le 6 mars à 14 h 56-59 min. les 9-10 mai ; 2° nette augmentation de l'évaporation ces journées 4,5 mm en mars et 7 mm en mai pour les jours considérés.

Les valeurs croissantes de mars à mai pour *Suaeda fruticosa* et *Inula*

*crithmoides* s'expliquent parce que, contrairement à ce qui s'est fait pour tous les autres prélèvements, ce sont des vieux organes qui en mars ont été prélevés sur ces plantes la reprise de végétation n'étant pas encore faite alors que les jeunes tissus d'*Artemisia maritima* et *Aster Tripolium* étaient déjà en pleine croissance.

Tableau I

Valeurs moyennes journalières des teneurs en eau pendant les mois de mars, mai, juillet et octobre et leurs différences.

Plantes	Mars	Δ	%	Mai	Δ	%	Juil.	Δ	%	Oct.
<i>Artemisia maritima</i> .....	486	— 168	— 34	318	— 128	— 40	190	+ 231	+ 122	421
<i>Suaeda fruticosa</i> .....	419	+ 191	+ 46	610	— 114	— 19	496	+ 176	+ 35	672
<i>Inula crithmoides</i> .....	586	+ 339	+ 58	925	— 293	— 32	632	+ 124	+ 20	756
<i>Limonium ovalifolium</i> .....	—	—	—	447	— 147	— 33	300	— 50	— 16	250
<i>Salicornia fruticosa</i> .....	—	—	—	722	— 109	— 15	613	— 16	— 3	597
<i>Plantago maritima</i> .....	—	—	—	747	— 138	— 18	609	+ 373	+ 61	982
<i>Obione portulacoides</i> .....	—	—	—	—	—	—	454	+ 119	+ 26	573
<i>Aster Tripolium</i> .....	834	— 147	— 17	687	— 108	— 16	579	+ 532	+ 92	1111
<i>Salicornia perennis</i> .....	—	—	—	915	— 158	— 17	757	+ 2	+ 0,3	759
<i>Obione portulacoides</i> .....	—	—	—	547	— 120	— 22	427	+ 190	+ 44	617
<i>Glyceria maritima</i> .....	—	—	—	364	— 211	— 58	153	—	—	—
<i>Salicornia herbacea</i> .....	—	—	—	1141	— 370	— 32	771	—	—	—
Durée du Jour ....	11 h. 15 min.			14 h. 56 min.			15 h. 58 min.			9 h. 58
Humidité de l'air jour.....	78 %	—	—	74 %	—	—	57 %	—	—	92 %
Humidité de l'air nuit et jour.....	—	—	—	82 %	—	—	64 %	—	—	—
Évaporation .....	4,8 mm			8,5 mm			15 mm			0,8 mm

Au mois de juillet les valeurs sont toujours très inférieures à celles du mois de mai. Il y a là une chute brutale de la teneur en eau (environ 27 %) de toutes les plantes étudiées : *Plantago maritima*, *Inula crithmoides*,

*Suaeda fruticosa*, *Salicornia fruticosa*, *Artemisia maritima*, *Limonium ovalifolium*, *Aster Tripolium*, *Salicornia perennis*, *Obione portulacoides*, *Glyceria maritima*. Cette baisse de teneur en eau est concomitante à une baisse de l'hygrométrie atmosphérique (64 pour la journée et seulement 57 pour le jour) ainsi qu'à une augmentation très sensible de l'évaporation (15 mm). La variation de ces deux facteurs climatologiques permet d'expliquer pour une très grande part cette variation physiologique.

Les valeurs enregistrées pour les teneurs en eau du mois d'octobre montrent en général une très forte augmentation ; ainsi chez *Artemisia* et *Aster* la teneur en eau a doublé par rapport à juillet. Là encore les facteurs climatiques semblent être prépondérants puisque la teneur en eau de l'air redevient très élevée même pendant le jour (92 %) et l'évaporation est très faible 0,8 mm.

Dans le tableau (tabl. 1), trois espèces (*Salicornia perennis*, *S. fruticosa* et *Limonium ovalifolium*) cependant semblent faire exception en restant stationnaires ou en accusant de légères baisses ; mais il faut se souvenir que les valeurs consignées pour octobre sont trop faibles et par conséquent on peut donc considérer que toutes ces plantes retrouvent en automne une bonne réhydratation.

Ces résultats précisent ceux que l'on peut déduire de nombreux tableaux et graphiques qu'ADRIANI a présenté dans son travail sur le bilan d'eau des halophytes en 1945<sup>1</sup>. Ainsi la nette augmentation en automne pour la teneur en eau ; par exemple ADRIANI trouve pour l'*Obione* 440 % le 5-8-37, 600 le 12-8-? et 800 le 24-9-37 aux Pays-Bas à Goeree, au village d'Ouddorp. Les autres valeurs données par cet auteur correspondent bien à celles trouvées au cours de mes expériences ; pour le *Suaeda maritima* qui a toujours les teneurs les plus élevées ADRIANI donne 950 % le 5-8-37 et 820 le 7-8-37 et pour l'*Aster Tripolium* 650 % en moyenne ce qui correspond aux valeurs que j'ai trouvées en juillet à Talmont (579 %).

Les résultats précédents et leur confrontation avec les conditions microclimatiques des stations où se trouvaient les plantes étudiées permettent de voir la grande importance des facteurs climatiques sur le bilan d'eau des plantes, mais il reste à étudier encore maintenant l'action des facteurs édaphiques et à en juger l'influence : trois exemples vont la préciser.

a) Dans la station haute, si la couche de sol à 5 cm de profondeur accuse bien une baisse de près de 20 % entre mars et juillet, au contraire en octobre il n'y a pas d'augmentation sensible de la teneur en eau du sol par rapport à juillet alors que les plantes augmentaient leurs réserves d'eau de 38 % en moyenne. Il faut encore remarquer que cette station avait été, vers le milieu d'octobre, recouverte une douzaine de fois par les marées d'équinoxe.

b) De même, la teneur en eau de l'*Obione* pris dans la station haute

1. M. J. ADRIANI, sur la phytosociologie, la synécologie et le bilan d'eau des halophytes. *S. I. G. M. A.*, n° 88, 1945.

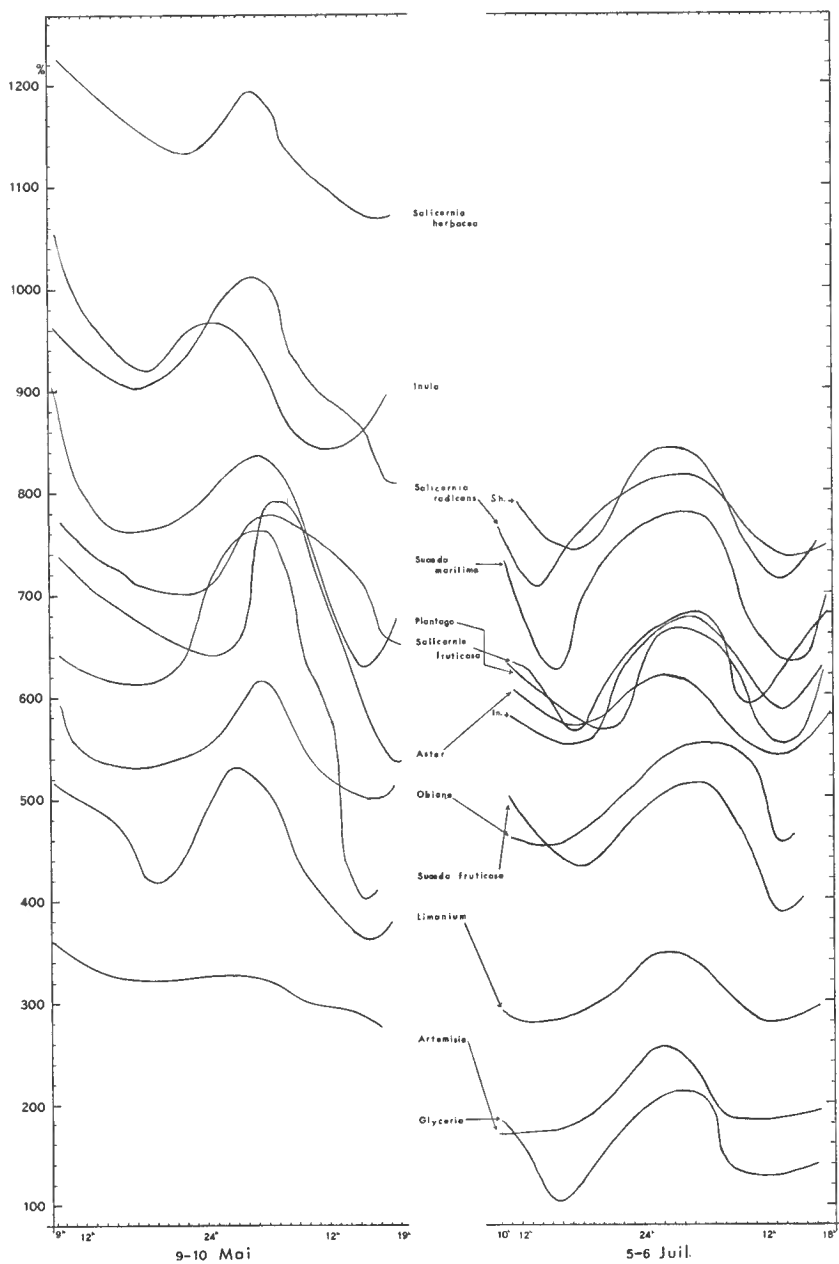


FIG. 3. — Courbes des teneurs en eau des halophytes à Talmont (Vendée) pendant les journées des 9-10 mai et 5-6 juillet 1961.



et dans la station basse, normale, accuse des valeurs très semblables pour les deux stations : 454-427 en juillet et 573-617 en octobre alors que les valeurs de la teneur en eau du sol à 5 cm oscillent entre 60 et 37 % pour la station haute et entre 99 et 75 % pour la station basse ; ce qui donne pour l'*Obione* vivant dans la station haute, comme moyenne de juillet-octobre, 514 et 522 dans la station basse normale. On peut seulement remarquer que dans la station haute l'amplitude de la variation est plus faible 26 % que dans la station normale (44 %).

c) Une dernière remarque confirme le peu d'importance, ici, de la teneur en eau des sols ; l'*Aster Tripolium* en octobre, dans les stations haute et basse possède des teneurs en eau de 1102 et 1111 % alors que les teneurs en eau des sols de ces stations sont respectivement 40 et 80 %.

En résumé ce sont donc les facteurs climatiques : hygrométrie, évaporation (dépendant de la température, de l'insolation et du vent) qui jouent le rôle prépondérant dans la variation des teneurs en eau des plantes alors que, dans les limites où elles intervenaient ici, les variations de la teneur en eau des sols, ne jouaient qu'un rôle secondaire.

3) L'étude de la teneur en eau dans les plantes aux différentes heures d'une même journée a surtout comme base les mesures faites le 9-10 mai et le 5-6 juillet ; quelques précisions sont apportées par les résultats des mois de mars et octobre (tabl. II).

C'est en mai que l'on a constaté les plus fortes variations journalières ; la moyenne générale pour toutes les plantes halophytes étudiées donne 31 % alors qu'en juillet la variation est seulement de 27 %. C'est *Suaeda fruticosa* qui accuse les plus fortes différences : 65,2 % de la teneur en eau de la plante ; ensuite on trouve *Plantago maritima*, 40,2 %, *Aster Tripolium* 37,7 %, *Limonium ovalifolium*, 36,8 %, *Artemisia maritima*, 30,6 %, *Glyceria maritima*, 28,9 %, *Triglochin maritimum*, 28,8 %, *Obione portulacoides*, 26 %, *Salicornia perennis*, 23,4 %, *Salicornia fruticosa*, 22,4 %, *Inula crithmoides*, 21,2 % et *Salicornia herbacea*, 13,7 %.

Si l'on rapproche cette liste de celle des teneurs en eau moyennes on constate que *Salicornia herbacea* qui possède les plus fortes teneurs en eau est la plante qui pratiquement perd le moins d'eau ; il en est de même pour *Salicornia perennis*.

Il faut remarquer que les plantes de la station haute sèche perdent plus d'eau au cours de la journée que celles des deux stations inférieures. Ici les conditions édaphiques et microclimatiques jouent un grand rôle. On constate que le sol de la station haute, assez mal ravitaillé en eau 46,4 % (en moyenne) par rapport au sol sec, perd près de la moitié de son eau, 47 %, alors que dans la station où vivent les *Aster* la teneur en eau est de 92,4 % et sa perte seulement de 16,7 %. Remarquons au passage que la capacité de ces sols est très semblable : 62,5 % pour la station à *Artemisia* et 60 % pour celle à *Aster*. Mais au point de vue climatologie les conditions ont été aussi quelque peu différentes ; dans la station à *Artemisia* l'évaporation a été de 18 mm, alors que pour la station à *Aster* il n'y a eu que 14 mm d'évaporés soit une variation de 14 %. Par contre l'humidité de l'air ne semble pas entrer ici en ligne de



compte puisque les valeurs moyennes trouvées dans les deux peuplements sont de 82 % (moyenne de 35 mesures pour chaque station).

La grosse différence dans l'évaporation entre le 9 et le 10 mai (7,2 mm le 9 et 11 mm le 10, la journée arrêtée à 18 h 20) explique les importantes variations constatées dans les teneurs en eau des plantes pendant ces deux journées. Ainsi pour *Suaeda fruticosa* le minimum de la journée du 9 mai à 15 h est de 610 % environ (pourcentage par rapport au poids sec) tandis que à la même heure le 10 le minimum est aux environs de 400. C'est là la plus grande différence constatée, mais on trouve chez *Limonium ovalifolium*, 410-360 % ; chez *Salicornia fruticosa*, 700-650 % ; chez *Plantago maritima*, 760-630 % ; chez *Inula crithmoides*, 920-840 % ; chez *Salicornia perennis*, 900-810 % ; chez *Aster Tripolium*, 640-550 % et chez *Obione portulacoides* 540-500 %. De faibles variations se remarquent également sur l'*Artemisia maritima* puisque la valeur de la teneur en eau moyenne du 9 est aux environs de 320 % et seulement de 290 % le 10. *Salicornia herbacea* accuse également cette différence 1140 % le 9 et seulement 1070 % le 10.

Des mesures similaires ont été faites les 5 et 6 juillet dans cette même station mais les conditions météorologiques étant très semblables pendant les deux jours les minimum diurnes sont extrêmement voisins, ainsi qu'on peut le voir dans le troisième graphique et dans le tableau ci-contre.

Entre ces minimum, pendant la nuit, les valeurs des teneurs en eau redeviennent très élevées dans les parties charnues des plantes. Pour la majorité, cette réimbibition se fait à partir de 21 h, au moment de la grande baisse nocturne de la température et de l'apparition de la rosée. Pour toutes les plantes étudiées le maximum se place entre 21 h et 8 h aussi bien en mai qu'en juillet. En mars et en novembre aucune mesure n'a été faite la nuit. L'*Inula crithmoides*, l'*Artemisia maritima*, *Suaeda fruticosa* et *Aster Tripolium* accusent en mars (le 6) une baisse de la teneur en eau régulière jusque vers 16 h ; une légère remontée s'amorce dès 17 h ; elle s'accuse nettement à 19 h pour l'*Inula*. Pour l'*Aster Tripolium* cette remontée d'abord lente, 75 % (de la substance sèche) en une heure et demie (de 17 h 30 à 19 h), quand le sol à une teneur qui oscille entre 69,5 et 76,1 %, devient extrêmement brutale après submersion puisque la plante augmente sa teneur en eau de 122 % en 15 min. Ce phénomène extrêmement rapide semble indiquer que, au moins en cas de submersion, il y a réimbibition de la plante par ses parties aériennes et surtout ses feuilles. On peut alors se demander si les conséquences de la rosée ne sont pas analogues quand la surface de tous les organes végétaux sont recouverts d'une mince pellicule d'eau de condensation.

En novembre l'humidité de l'air étant restée toute la journée à des valeurs très hautes (minimum 86 %, moyenne diurne 92 %) il en est résulté une très faible évaporation ce qui pour beaucoup de plantes s'est traduit par des variations assez faibles (10 %) (*Limonium ovalifolium*, *Artemisia maritima*, *Obione portulacoides*, *Salicornia radicans*). Pour d'autres *Aster Tripolium*, *Plantago maritima* et *Inula crithmoides* les variations sont un peu plus fortes, aux environs de 15 %. Ainsi donc dans cette journée du 30 octobre les plantes ont des réactions diverses